infrabasilaria nunquam integra, cuneata, sessilia vel in petiolum attenuata vel late petiolata, plus minusve post siccationem elevato-nervosa nervis haud raro valde prominulis, 3-5-fida, lobis linearibus obtusissimis; caulina vulgo superiora integra atque inferiora 2-3-fida, rarius 4-5-fida, raro omnia integra vel 2-3-fida; suprabasilaria atque caulina trifida lobis vulgo inæqualibus, lateralibus medio semper integro angustioribus vel brevioribus. Petala alba, vel albida, vel luteo-albida, obovata vel elliptico-obovata vel obovatooblonga, haud unguiculata, laciniis calycinis valde duplo longiora atque subduplo latiora, trinervia nervis luteolis vel luteo-virescentibus. Laciniæ calycis haud raro patulæ, ovatæ vel ovato-ellipticæ vel ovato-lineares, obtusissimæ, tubo primum vulgo longiores, demum subæquales. Styli stamina vix æquantes, apice spathulati, stigmatibus incurvatis pubescenti-glandulosis. Stamina vulgo inæqualia, quinque petalis opposita breviora, lacinias æquantia vel paulo superantia. Capsula hemisphærica tubo paulo exserta, stylis divaricatis haud raro exsertis coronata. Semina fusco-virescentia vel fusca ovoideo-oblonga, angulosa, angulis subalatis incrassatis obtusis, minutissime elevato-punctata.

- 2. **vulgaris** Luiz. Folia caulina integra vel trifida; suprabasilaria plerumque trifida vel infima tantum indivisa; basilaria atque infrabasilaria trifida. Flores (vulgo 3-4) plus minusve laxiuscule cymosi, pedunculis raro elongatis vel remotis.
- β. arvernensis Luiz. Folia caulina sæpius integra; suprabasilaria omnia vel pleraque indivisa; basilaria atque infrabasilaria trifida. Flores (vulgo 3-4) plus minusve laxiuscule capitati vel cymosi, pedunculis raro elongatis vel remotis.
- γ. dissecta Luiz. Folia caulina sæpius trifida; suprabasilaria plerumque trifida, lobis linearibus haud raro elongatis, vel infima tantum indivisa; basilaria palmato-cuneata trifida, lobis linearibus elongatis, lateralibus bifidis; infrabasilaria cuneata vel cuneato-palmata 3-fida, lobis lateralibus integris rarius bifidis. Flores (vulgo 5-6) capitati vel paniculati, pedunculis haud raro elongatis vel remotis.
  - M. Lutz donne lecture de la communication ci-dessous:

# L'ovule tritégumenté des Gnetum est probablement un axe d'inflorescence;

PAR MM. O. LIGNIER ET A. TISON.

## AVANT-PROPOS.

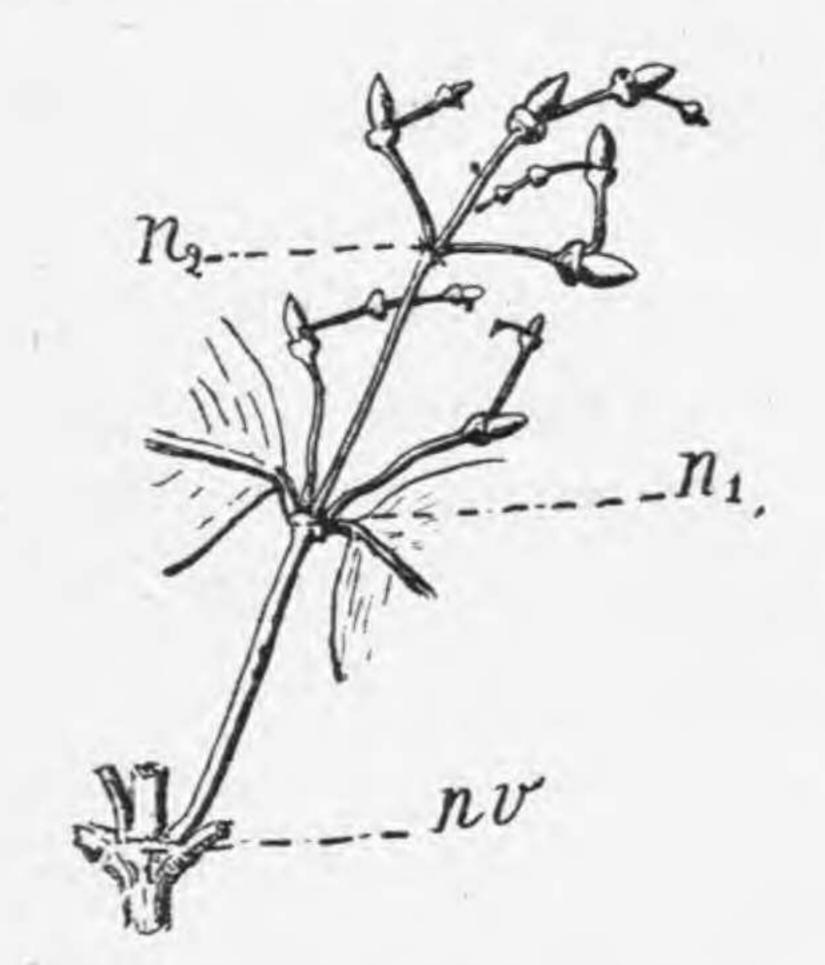
Une Note publiée récemment par Miss Berridge 1 nous décide à présenter de suite certains faits que nous pensions tout d'abord

1. Berridge (Miss), The structure of the Female Strobilus in Gnetum Gnemon, Ann. of Bot., vol. XXVI, oct. 1912.

réserver pour la 2° partie de notre Mémoire sur les Gnétales 2.

Il s'agit d'une fleur femelle anormale qui doit vraisemblablement être rapportée au *Gnetum scandens* Roxb. L'échantillon qui la portait appartient à l'herbier Lenormand de la Galerie botanique de Caen. Il provient d'Amboine (Moluques) et y a été recueilli par Dumont d'Urville.

A l'un des nœuds, probablement subterminaux, nv (fig. 1), d'une tige végétative à feuilles un peu plus trapues que les



feuilles normales du G. scandens, se détachent deux inflorescences composées, une dans chaque aisselle. Chacune

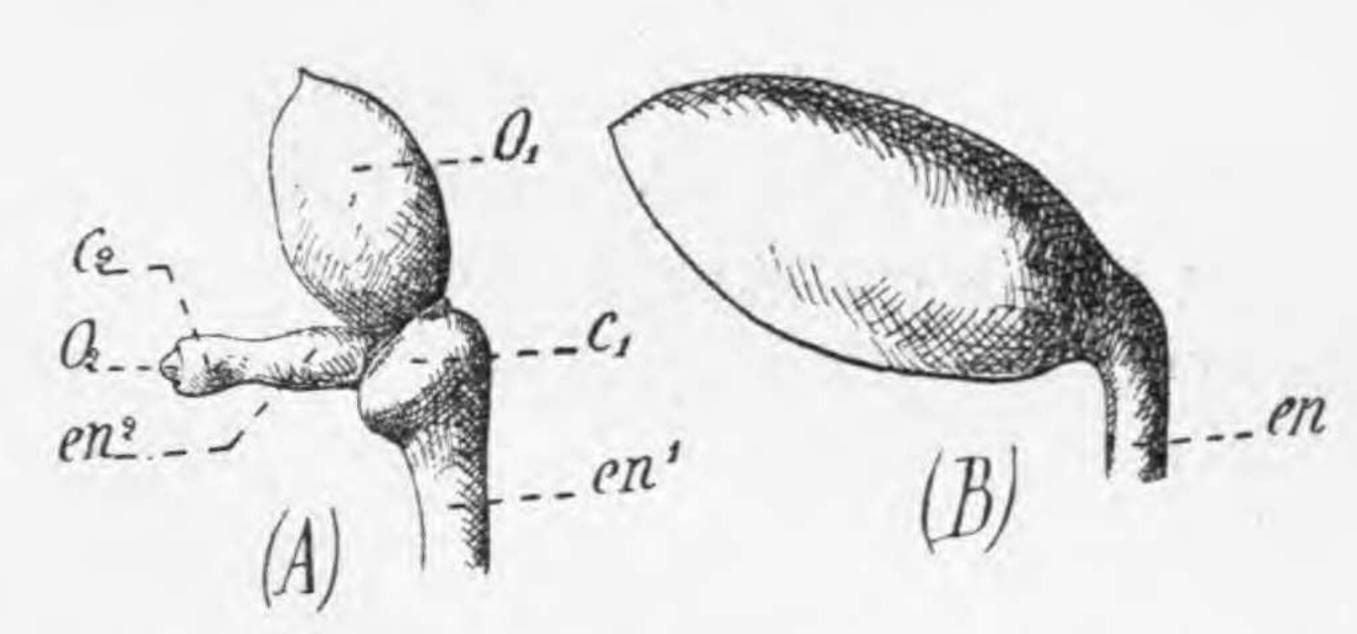


Fig. 1. — Rameau floral attribué au Gnetum scandens Roxb. Réd.: 2/3. nv, nœud végétatif; n<sub>1</sub>, premier nœud du rameau floral portant encore des feuilles; n<sub>2</sub>, deuxième nœud ne portant plus que de petites bractées. Les autres nœuds du rameau floral montrent tous des collerettes sexuées.

Fig. 2. — A, Sommet d'un rameau floral normal du G. scandens. Gr. 8/2. Un entre-nœud, en<sub>1</sub>, se termine par un nœud à collerette, C<sub>1</sub>, de l'intérieur de laquelle partent : 1° un ovule, O<sub>1</sub>, dressé dans le prolongement de l'entre-nœud, en<sub>1</sub>; 2° un entre-nœud, en<sub>2</sub> déjeté latéralement. Celui-ci se termine par une collerette nodale, C<sub>2</sub>, dans laquelle apparaît déjà le sommet d'un ovule, O<sub>2</sub> (ou, peut-ètre, le sommet d'un nouvel entre-nœud). — B, Pièce terminale anormale qui fait l'objet de la présente étude. G. 8/2. Aucune collerette à sa base.

d'elles comprend d'abord un long entre-nœud encore végétatif, terminé par un nœud,  $n_i$ , pourvu de feuilles opposées. C'est au delà que commence l'inflorescence proprement dite.

Elle est composée: 1° d'une branche médiane qui prolonge l'entre-nœud inférieur et comprend 4 à 5 entre-nœuds de moins en moins allongés et très grêles, séparés par autant de nœuds renflés; 2° des branches axillaires semblables au sommet de la branche médiane et dont les plus allongées, situées à la base de l'inflorescence, peuvent avoir jusqu'à 4 entre-nœuds.

<sup>1.</sup> LIGNIER et TISON, Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique, 1re partie, Welwitschiées, 130 p., 40 fig. Ann. Sc. nat., 1912.

Dans toutes ces branches le mode d'organisation et de fructification est le même : à chaque nœud les deux appendices sont réduits à une collerette renflée urcéolée; — seul le nœud inférieur de la branche principale,  $n_2$ , porte deux très petites bractées libres —; à l'intérieur de chaque collerette (fig. 2, A), se dresse un ovule dirigé dans le prolongement de l'entre-nœud inférieur quoique primitivement axillaire, tandis que l'entre-nœud suivant de la tige est rejeté latéralement et dirigé presque à angle droit sur le précédent, parfois même un peu réfléchi sur le côté. Ce rejet, qui semble se produire toujours du même côté, donne à l'ensemble du rameau l'aspect scorpioïde.

Exceptionnellement, l'ovule peut manquer et l'entre-nœud supérieur se dresse alors normalement dans le prolongement de l'entre-nœud inférieur. D'autres fois, au contraire, il existe deux ovules axillaires dressés côte à côte de chaque côté du plan qui

renferme les entre-nœuds inférieur et supérieur.

La pièce anormale que nous nous proposons d'examiner ici, terminait une branche latérale de cette inflorescence. Elle apparaissait comme un renflement allongé (fig. 2, B), dirigé obliquement au sommet de l'entre-nœud support et remarquable :  $1^{\circ}$  par sa grande taille qui pouvait faire croire à l'existence d'une jeune graine terminale (dans la figure 2, comparer A et B);  $2^{\circ}$  parce que sa base ne portait aucune collerette.

L'étude en a été faite par la méthode des coupes en série

après inclusion dans la paraffine.

### STRUCTURE DE LA PIÈCE ANORMALE.

a) Une section transversale d'ensemble de cette pièce pratiquée dans sa moitié supérieure montre quatre enveloppes autour d'un nucelle bien développé et pourvu d'un sac embryonnaire (fig. 3).

Les trois enveloppes internes sont telles qu'on les trouve

d'ordinaire dans les ovules des Gnetum:

La 1<sup>re</sup> et la 2<sup>e</sup> sont minces et parenchymateuses (*I* et *II*, fig. 4), la 1<sup>re</sup> dépourvue de tous cordons libéro-ligneux, la 2<sup>e</sup> avec cordons très grêles, *lb*;

La 3°, III, beaucoup plus épaisse que les précédentes, est pourvue d'un grand nombre de stéréocytes, st, dispersés surtout

dans sa moitié externe. Des faisceaux libéro-ligneux, lb, nombreux mais grêles, y forment un cercle assez régulier;

La 4°, IV, diffère à peine de la précédente. Son épaisseur est sensiblement la même; les faisceaux, lb, y sont à peu près aussi nombreux et aussi grêles; seuls les stéréocytes, st, sont un peu plus abondants surtout dans sa moitié interne.

b) Si partant de ce niveau on descend vers la base de l'ovule,

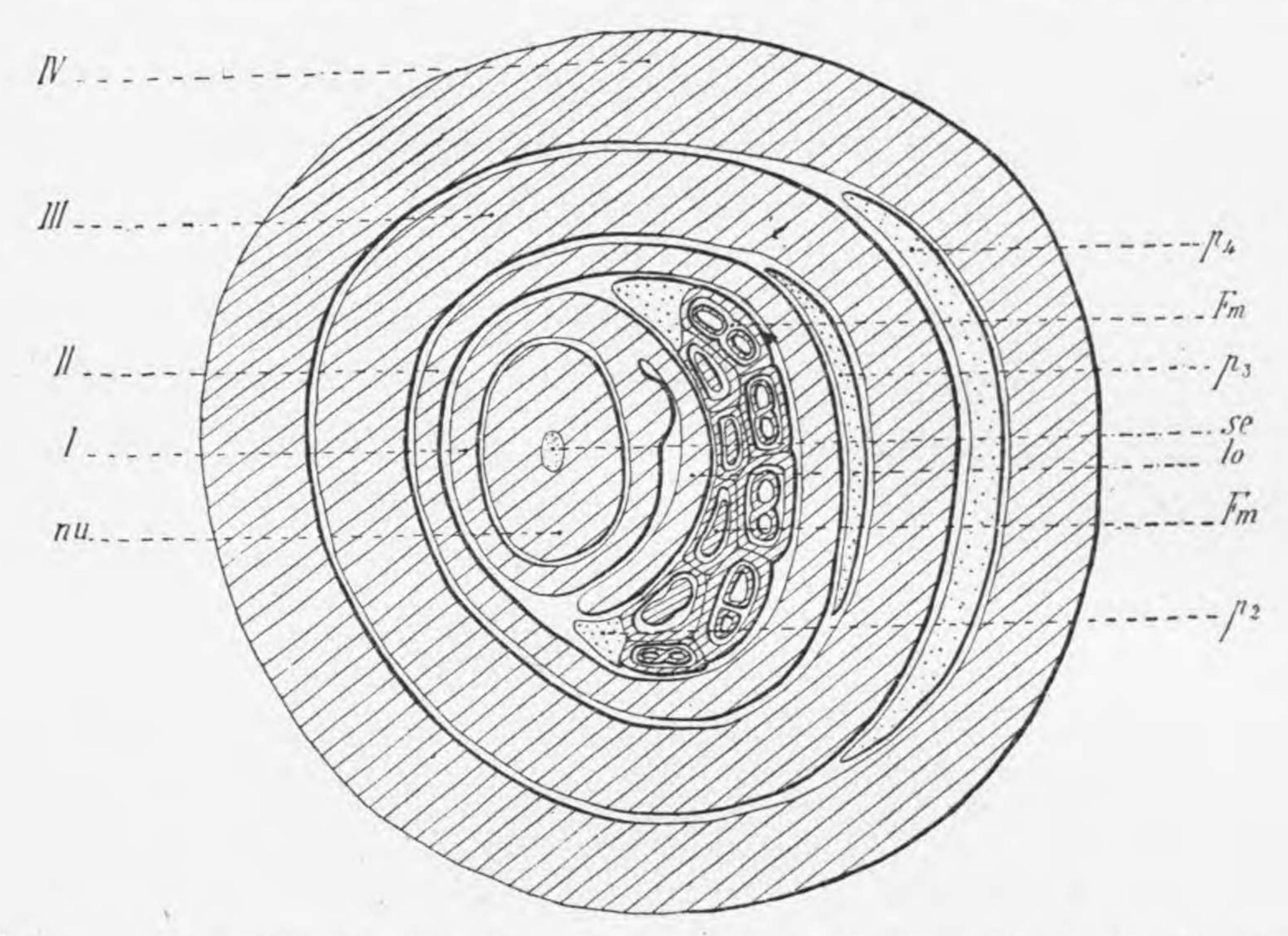


Fig. 3. — Projection horizontale schématique de la pièce anormale, Gr. 21/2. nu, nucelle; se, sac embryonnaire; I, II, III, IV, quatre enveloppes successives du nucelle; lo, lobe latéro-terminal anormal de l'enveloppe intérieure, I; Fm, fleurs mâles axillaires de la  $2^e$  enveloppe, II;  $p_2$ ,  $p_3$ ,  $p_4$ , poils axillaires des enveloppes II, III et IV.

on y constate l'existence d'une asymétrie sur laquelle nous allons insister.

D'un côté — que nous placerons à gauche comme dans notre figure 3 et qui est superposé à l'entre-nœud inférieur oblique — les quatre enveloppes restent à tous les niveaux serrées les unes contre les autres et se terminent en s'insérant successivement sur le corps central.

Du côté opposé — vers la droite — l'enveloppe intérieure reste appliquée contre le nucelle. La 2° s'écarte au contraire notablement de la 1<sup>re</sup>, laissant entre elles un espace en croissant sur le fond duquel est inséré un groupe d'une dizaine de fleurs

 $m \hat{a} les$ , Fm, distribuées sur deux rangs concentriques. Les cornes du croissant sont occupées chacune par un groupe de poils,  $p_2$ , analogue à ceux que, d'ordinaire, l'on observe dans l'aisselle des

collerettes sexuées.

De même, dans l'aisselle de la  $3^{\circ}$  enveloppe et dans celle de la  $4^{\circ}$ , se rencontre un petit écartement sur le fond duquel sont également insérés des poils axillaires,  $p_3$  et  $p_4$ . Ici toutefois aucune trace de fleur mâle.

Notons encore que ces fonds pilifères du côté droit sont un peu soulevés par rapport au niveau du fond axillaire du côté gauche.

A tous les niveaux la structure

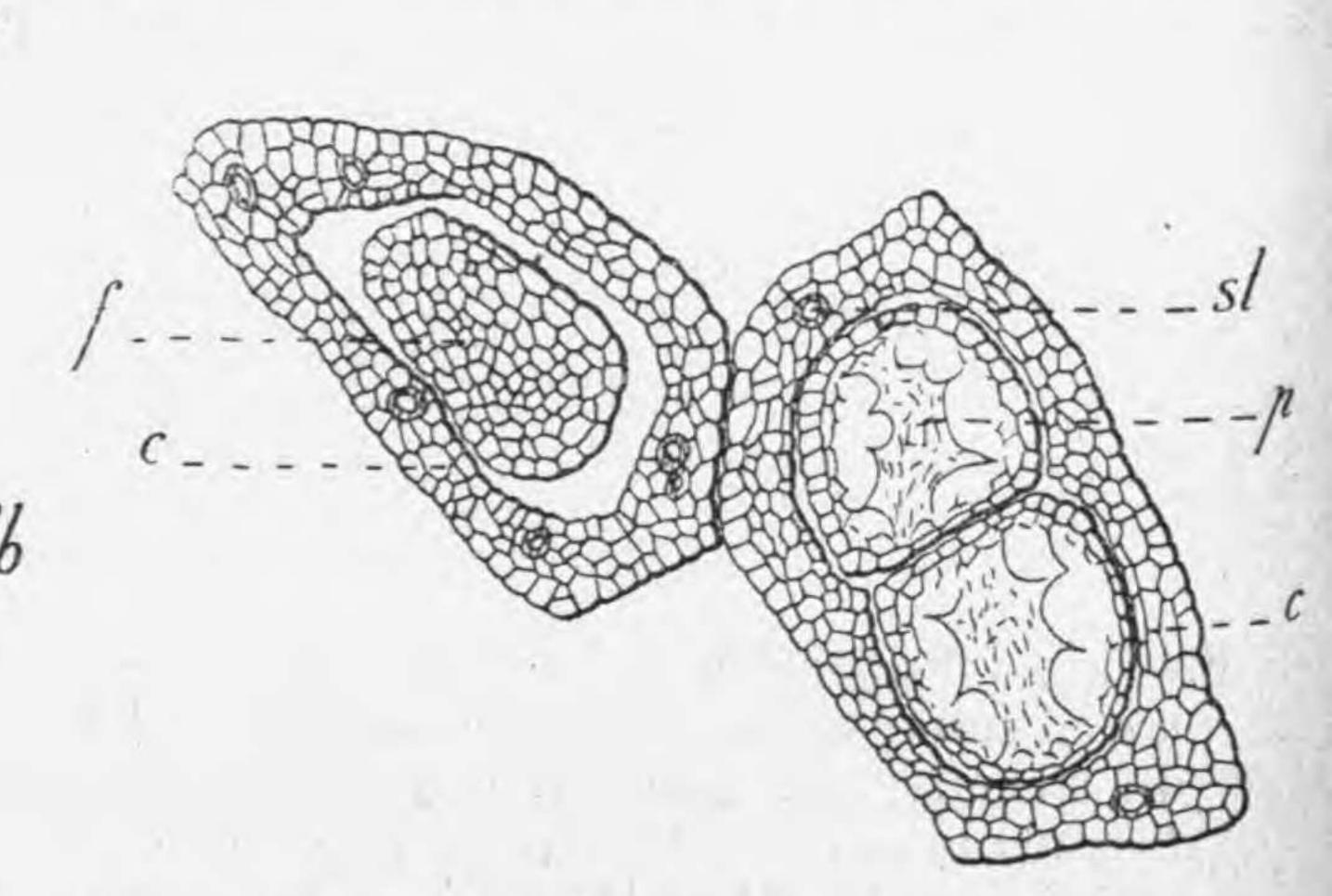


Fig. 4. — Section transversale des quatre enveloppes de la pièce anormale, vers la mi-hauteur du nucelle. Gr. 70/2. lb, faisceaux libéro-ligneux; st, stéréocytes.

Fig. 5. — Section transversale de deux des fleurs mâles axillaires de la 2° enveloppe, II (Fm, fig. 4). Gr. 70/2. p, sacs polliniques à tissu sporogène frippé; f, filet staminal; c, collerette renfermant quelques stéréocytes, st.

des enveloppes se conserve presque telle que nous venons de la décrire dans la région médiane, à cela près que des faisceaux apparaissent dans la base de l'enveloppe interne et que ceux des autres enveloppes deviennent un peu plus forts vers le bas. Tous ces faisceaux rentrent successivement dans le corps central et s'y insèrent les uns sur les autres de façon à former, dans la base de la pièce anormale, une couronne unique qui descend ensuite vers la gauche dans l'entre-nœud oblique sous-jacent.

- c) Les fleurs mâles axillaires de la 2° enveloppe sont très jeunes, mais normales (fig. 5). Elles comprennent une collerette basilaire, c, au centre de laquelle se dresse un pédoncule unique, f, terminé par deux sacs polliniques, n. Leurs collerettes renferment déjà quelques stéréocytes isolés, st, mais encore aucune trace vasculaire; seul le pédoncule médian peut montrer dans sa base l'indication d'un cordon procambial. Plus bas, dans le tissu axillaire sous-jacent, la différenciation vasculaire est un peu plus avancée; certains cordons ont même acquis un peu de bois et de liber. Tous vont s'insérer sur les faisceaux de la 2° enveloppe, II.
- d) Les sommets des trois enveloppes extérieures offrent quelques petites particularités qui ne nous paraissent pas mériter d'être mentionnées ici. Celui de l'enveloppe intérieure, contracté comme d'habitude en un tube allongé, présente l'aspect d'un limbe foliaire enroulé dont l'un des bords recouvrirait l'autre en prenant partiellement l'aspect d'une languette extérieure (lo, fig. 3).

#### DISCUSSION.

Dans sa Note précitée Miss Berridge se basant sur l'existence de certains « vascular complex » situés sous l'aisselle de la 3° enveloppe du *Gnetum Gnemon*, est amenée à interpréter l'ovule des *Gnetum* de la façon suivante, p. 990 : « Si la présence de ces « vascular complex » prouve l'existence d'un verticille de fleurs màles autour de la base de l'ovule, la forme de début du strobile aurait été un axe terminé par une fleur femelle et porteur d'un unique cercle de fleurs mâles, le tout protégé par une cupule appelée périanthe ».

Tout d'abord, d'après les préparations que nous possédons du G. Gnemon, nous pensons que les « vascular complex » en question ne sont que des lassis analogues à ceux qui se trouvent habituellement aux lieux d'insertion de faisceaux libéroligneux les uns sur les autres. A notre avis donc Miss Berridge leur a attribué une importance qu'ils sont loin d'avoir. Et, comme le fait de l'existence de fleurs mâles dans notre pièce anormale pourrait sembler appuyer son opinion, nous nous

empressons de faire remarquer que ses « complex » se trouvent sous l'aisselle de la 3<sup>e</sup> enveloppe, tandis que nos fleurs mâles occupent celle de la 2<sup>e</sup>.

Cependant l'étude de notre anomalie nous a conduit à une interprétation partiellement comparable à celle de Miss Berridge, c'est pour cela que nous avons cru devoir la publier dès aujour-d'hui.

Nous savons bien, il est vrai, qu'une anomalie ne peut jamais rien prouver, parce que nous ignorons toujours si elle représente un retour ancestral ou simplement une nouveauté. Mais cependant, du fait qu'elle peut appartenir à la première catégorie, elle doit retenir notre attention. Dans le cas présent, notre pièce anormale le doit d'autant plus, qu'elle offre justement toutes les apparences d'un retour ancestral accompagné, il est vrai, de quelques nouveautés.

a. Une première particularité y consiste dans l'existence de la 4° enveloppe.

Si l'on se souvient que la collerette nodale manque au sommet de l'entre-nœud support, on est de suite amené à penser que cette 4° enveloppe pourrait bien n'être pas autre chose que la collerette elle-même anormalement développée autour de l'ovule. C'est là une explication que semble encore appuyer la présence des poils axillaires.

- b. Nous avons dit que la 3<sup>e</sup> enveloppe a la même structure que la 4<sup>e</sup> et qu'elle possède également des poils axillaires. Il semble donc logique d'admettre qu'elle aussi représente une collerette modifiée. Si elle renferme un peu moins de stéréocytes dans sa moitié interne, c'est probablement en raison de la protection que lui apporte la 4<sup>e</sup> enveloppe et de sa domestication ovulaire un peu plus prononcée.
- c. La 2<sup>e</sup> enveloppe, avec sa faible épaisseur, ses tissus parenchymateux et ses traces vasculaires réduites, semble à première vue très différente des deux précédentes. Aussi dans les ovules normaux a-t-on l'habitude de la considérer comme un deuxième tégument.

Mais la présence dans son aisselle d'un groupe de fleurs mâles et de poils tout à fait semblables, les unes et les autres, à ceux qu'on trouve dans les collerettes des épis mâles ordinaires, nous amène à penser qu'elle aussi doit être une collerette modifiée. Si ses tissus sont plus réduits et plus mous que ceux des enveloppes précédentes, c'est à sa domestication sexuelle très ancienne qu'elle le doit et à sa position interne.

En somme donc, elle aussi, la 3° enveloppe représenterait une ancienne collerette.

d. Sur une section transversale la 1<sup>re</sup> enveloppe ressemble beaucoup à la 2<sup>e</sup> par sa structure, quoique avec une réduction encore plus grande. Mais son extrémité supérieure prolongée en un long style l'en distingue complètement, comme du reste son insertion qui se fait directement et longuement sur la base de la masse nucellaire.

D'autre part, cette 1<sup>re</sup> enveloppe rappelle presque complètement ce que, chez le Welwitschia, nous avons montré (loc. cit., p. 150 et suiv.) être un ovaire pluricarpellé et nous devons l'y assimiler. Elle serait donc, elle aussi, d'origine foliaire et de là viendrait sa ressemblance avec la collerette qui forme la 2<sup>e</sup> enveloppe.

e. Comparé aux nœuds sous-jacents de l'inflorescence, notre nœud anormal se distingue encore parce que le point de végétation qui lui a donné naissance, s'est éteint sitôt après l'avoir fourni. Il semble bien en effet qu'ici, comme dans les collerettes sous-jacentes, l'ovule soit réellement d'origine axillaire.

f. Bien que dans la présence du lobe latéral situé au sommet du style on puisse, peut-être, avoir tendance à trouver l'indication d'un retour à l'indépendance primitive du sommet des carpelles, nous ne pensons pas qu'une telle interprétation soit suffisamment justifiée.

#### Conclusions.

De tous les faits observés nous sommes amené à conclure : 1° Que la pièce anormale, objet de cette étude, est un nœud de l'axe d'inflorescence devenu, il est vrai, terminal par avortement du point de végétation qui l'a formé, mais portant, comme les autres, une collerette et un ovule axillaire.

2° Que la collerette de ce nœud restée appliquée contre la surface de l'ovule axillaire, s'est accrue en même temps que lui et

s'est ainsi transformée en un véritable tégument supplémentaire, d'où il résulte que cet ovule possède quatre enveloppes.

3° Que dans l'ovule inclus la 2° enveloppe à partir du nucelle est exceptionnellement axillante d'un groupe de fleurs mâles normales.

4° Que, vraisemblablement, ce qu'on appelle habituellement ovule tritégumenté chez les Gnetum, représente en réalité un axe simple, ou peut-être composé, pourvu de deux collerettes nodales successives emboîtées l'une dans l'autre (3° et 2° enveloppes) et qui est terminé par un ovaire pluriloculaire (1<sup>re</sup> enveloppe) à l'intérieur duquel se trouve, comme chez le Welwitschia, un seul ovule, basilaire, orthotrope, dressé et nu.

5° Que ce pseudo-ovule des *Gnetum* semble, par suite, devoir être comparé au bourgeon sexué du *Welwistchia*, l'ovaire (1<sup>re</sup> enveloppe) et son nucelle étant presque identiques dans les deux genres.

Les deux enveloppes externes (2° et 3°) des *Gnetum* correspondent aux deux verticelles inférieurs dits périanthaires du *Welwistchia*.

Le verticille staminal du Welwistchia (enveloppe ailée du bourgeon femelle) ayant complètement disparu chez les Gnetum.

6° Malgré sa position immédiatement extérieure à l'ovaire, il ne semble pas que le groupe de fleurs mâles de notre pièce anormale puisse être considéré comme rappelant une organisation ancestrale d'où serait dérivée la collerette mâle du Welwistchia. — Nous persistons à penser que cette dernière est formée par un verticelle de deux microsporophylles. — Mais il peut être l'indice que le petit axe actuellement si court qui porte l'ovaire (pseudo-ovule) pourrait bien être dérivé, par réduction, d'une inflorescence primitivement composée.

## M. Dangeard fait la communication suivante: